

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE COMPARÉ DES PÉNICILLATES (MYRIAPODES)

Par B. CONDÉ

Les Pénicillates (= Psélaphognathes *auct.*) forment un petit groupe de Myriapodes très isolés, alliant des structures hautement spécialisées à des caractères archaïques. Ils présentent la condition diplopede qui correspond, selon RAVOUX (1959), à l'état fondamental des Myriapodes, mais leurs rapports avec les Diplopedes Chilognathes sont encore mal établis. HEATHCOTE (1889) les croyait issus d'un ancêtre commun aux Diplopedes et Chilopodes ; ATTEMS (1926) et VERHOEFF (1926) les considéraient comme les plus primitifs des Diplopedes actuels, tandis que MANTON (1956) conclut de ses recherches sur la structure et la locomotion de ces animaux, qu'ils forment l'un des ordres les plus spécialisés de Diplopedes. SEIFERT (1960) enfin, dans une étude détaillée de l'embryogénie chez *Polyxenus lagurus* L., met en évidence de nombreuses affinités avec les Onychophores, les Symphyles, les Pauropodes et certains Aptérygotes, plutôt qu'avec les Chilognathes.

Notre connaissance des stades postembryonnaires est fondée principalement sur l'étude de l'espèce paléarctique la plus répandue, *P. lagurus* L. La plus jeune larve active émerge du stade pupoïde qui correspond à une prélarve et ne quitte pas les enveloppes de l'œuf. Des 8 stades libres unanimement reconnus, les 3 premiers et le dernier ont un nombre impair de pattes (3, 4, 5, 13), les 4 intermédiaires en présentent un nombre pair (6, 8, 10, 12). La découverte des bourgeons externes des pattes (CONDÉ 1959), analogues à ceux des jeunes *Glomeris* par exemple, apporte la preuve formelle qu'il n'existe pas d'autres stades, porteurs de 7, 9 ou 11 paires par exemple ; en effet, les 3 premiers stades et l'avant dernier ont une seule paire de bourgeons, les 3 stades intermédiaires en possédant 2 paires.

Les individus des deux premiers stades ont le même nombre de tergites, soit 5 (collaire, 3 troncaux, telsonien) ; il apparaît ensuite un nouveau tergite troncal à chacune des 6 mues suivantes, soit en définitive 11 tergites (collaire, 9 troncaux, telsonien). Le dernier tergite troncal de l'adulte recouvre un segment apode, au dessous et un peu en arrière duquel est le segment anal, représenté par 2 grandes valves semi-circulaires ; chez les immatures, le segment apode porte non loin de son bord postérieur, les bourgeons — 1 ou 2 paires — mentionnés plus haut, bien visibles de part et d'autre des valves anales.

Ce mode de développement s'applique à presque tous les *Polyxenoidea*,

à ceci près que les bourgeons externes des pattes font place à des formations internes chez certains genres de Polyxénidés et chez tous les Lophoproctidés. Cette substitution semble liée à l'évolution du phylum ; chez les Polyxénidés examinés, elle coïncide avec l'accolement des deux pinceaux

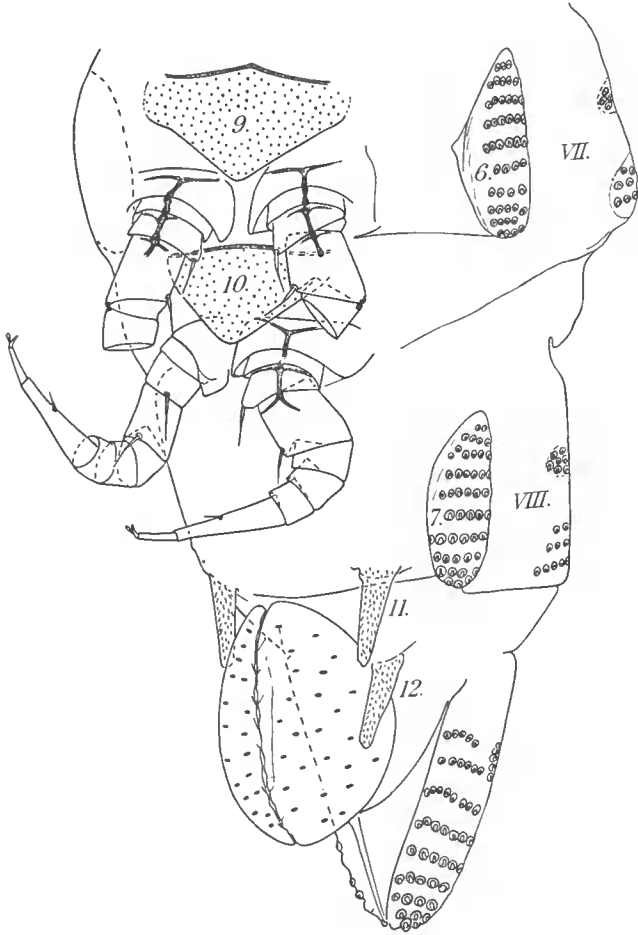


FIG. 1. — *Phryssonotus capensis* Silv., individu à 10 pp. (stade VI), de sexe non reconnu, de Storms river mouth, central Cape Province. VII, VIII = tergites troncaux ; 6, 7 = paratergites portant les 6^e et 7^e panaches latéraux ; 9, 10 = sternites correspondant aux 2 dernières pp. ; 11, 12 = bourgeons des pattes.

telsoniens dans le plan de symétrie (pinceau en apparence unique), disposition qui est réalisée chez tous les Lophoproctidés.

MARQUET et CONDÉ (1950) ont proposé de dédoubler le stade VII à 10 tergites et 12 paires de pattes (VII b) pour y recevoir les exemplaires de leur *Alloproctus madecassus* ayant le même nombre de tergites, mais

inconnu dans la série normale. Inversement, dans le développement étalé des *Synxenoidea* (cf. ci-dessous), le stade VIII, inclus dans la série des

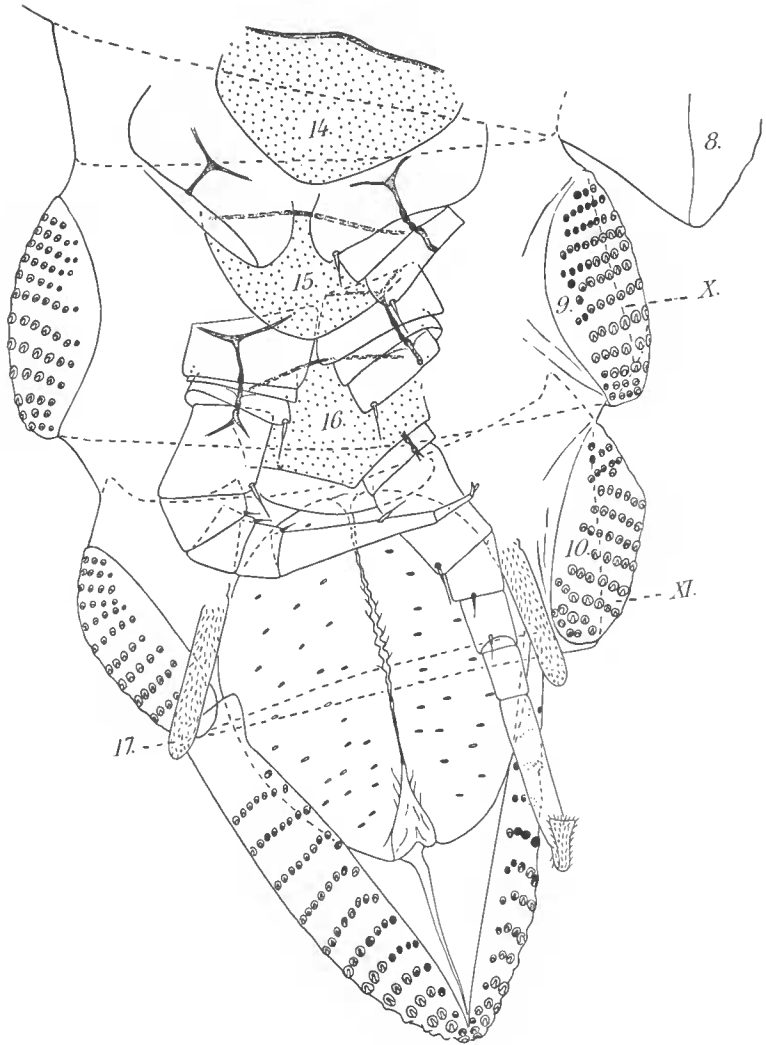


FIG. 3. — *Phryssonotus capensis* Silv., ♀ à 16 pp. (stade IX) d'Estcourt, Natal.
X, XI = tergites troncaux ; 8, 9, 10 = paratergites portant les 8^e, 9^e et 10^e panaches latéraux ; 14, 15, 16 = sternites correspondants aux 3 dernières pp. ; 17 = bourgeon de la dernière patte.

6 stades intermédiaires, possède 14 paires de pattes au lieu de 13 comme le stade VIII terminal de presque tous les *Polyxenoidea*.

Une troisième modalité caractérise le développement des *Synxenoidea* qui sont, à certains égards, les Pénicillates les plus primitifs. Les premiers

états sont encore inconnus, mais les individus à 8 tergites et 8 paires de pattes correspondent parfaitement au stade V des *Polyxenoidea*. Ce stade est suivi de 5 autres, que j'ai eus sous les yeux chez *Phryssonotus capensis* Silvestri¹ au cours desquels l'animal acquiert successivement 10, 12, 14, 16 et 17 paires de pattes. La présence de bourgeons externes, beaucoup plus longs et volumineux que ceux des Polyxénidés (CONDÉ, 1959), permet d'affirmer qu'il n'existe aucun stade intermédiaire pourvu d'un nombre impair de pattes. Les immatures de *Phryssonotus hystrix* Attems, décrits par cet auteur (1928, p. 195) avec 10 segments et 11 paires de pattes, en possédaient certainement 12 en réalité.

Les pattes des 16^e et 17^e paires, profondément modifiées et terminées par une palette, sont utilisées par l'animal pour exécuter de petits sauts ; leurs bourgeons, subcylindriques et arrondis à l'apex, sont également bien différents de ceux des pattes précédentes ; nous désignerons ces pattes spécialisées et leur bourgeons par le sigle *s*.

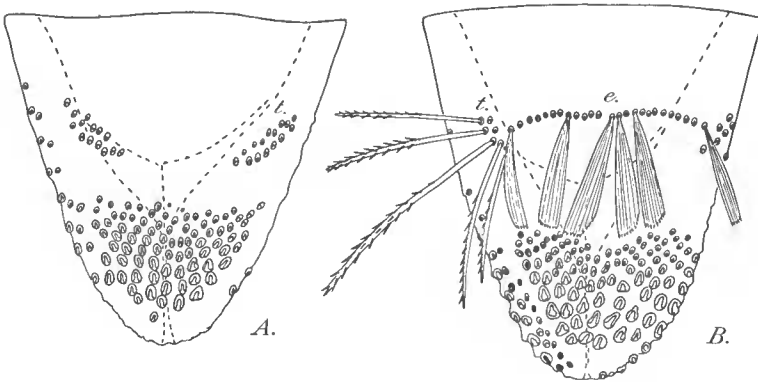


FIG. 4. — *Phryssonotus capensis* Silv., tergites telsoniens. A. ♀ à 16 pp. (stade IX) de Storms river mouth, Central Cape Province. — B. ♂ adulte (stade X) d'Estcourt, Natal. *e* = écailles ; *t* = plage latérale de trichomes.

Du V^e au IX^e stade (avant dernier), le nombre des tergites s'accroît régulièrement d'une unité à chaque mue (9, 10, 11, 12 tergites), en même temps que l'animal acquiert 2 nouvelles paires de pattes (10, 12, 14, 15 + 1 *s* paires) et forme 2 paires de bourgeons ou une seule dans le cas de la dernière mue (2, 2, 1 + 1 *s*, 1 *s* paires).

Le passage du IX^e au X^e stade (adulte) s'effectue *sans augmentation du nombre des tergites*, par le développement des pattes de la 17^e paire qui s'articule, comme celles de la paire précédente, sur un complexe impair résultant de la fusion de l'article basilaire (subcoxa) de chaque patte avec le sternite (coxosternite). Cette dernière paire vient se placer sous le XI^e tergite, immédiatement en avant des valves anales. En outre, le ter-

1. Les représentants de cette belle espèce m'ont été communiqués pour la plupart par le Dr. R. F. LAWRENCE, de Pietermaritzburg, qui les a récoltés au Natal (Umhlabi, Estcourt, Port Shepstone) et dans les territoires du Cap (Qolova river mouth, Storms river mouth). Je lui exprime ici mes plus sincères remerciements.

gite telsonien acquiert des écailles pour la première fois ; celles-ci, identiques à celles des tergites troncaux, forment une rangée transverse de 18-25 éléments vers le tiers antérieur du sclérite.

Le tableau ci-dessous résume ces observations et permet une comparaison des 3 modalités de développement.

STADES	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
							ad. 1	ad. 2		ad. 3
Nombre total de tergites.....	5	5	6	7	8	9	10	11	12	12
Nombre de panaches paratergaux..	3	3	4	5	6	7	8	9	10	10
Paires de pattes :										
1. Lophoproctidés <i>pro part.</i>	3	4	5	6	8	10	11			
2. Lophoproctidés <i>pro part.</i>										
Polyxénidés.....	3	4	5	6	8	10	12	13		
3. Synxénidés	non observés				8	10	12	14	15 + 1s	15 + 2s
Paires de bourgeons externes :										
Polyxénidés <i>pro part.</i>	1	1	1	2	2	2	1			
Synxénidés	non observés					2	2	1 + 1s	1s	

Le développement des *Synxenoidea*, conforme à celui des *Polyxenoidea* jusqu'au stade IX, présente donc à ce niveau une remarquable déviation qui prive l'adulte du segment apode préanal des autres Pénicillates. Il est possible que cette anomalie soit liée à l'apparition des pattes spécialisées, inconnues chez les autres représentants du groupe. Ce sont en effet les pattes de la 15^e paire qui sont comparables à celles de la dernière paire (13^e ou 14^e) des *Polyxenoidea*. Les 2 paires supplémentaires témoignent d'un processus d'étroite spécialisation qui s'accompagne d'une modification importante de la segmentation. On ignore toutefois s'il a jamais existé des Pénicillates à 17 paires de pattes marcheuses qui auraient possédé les 13 tergites réglementaires¹.

Cette singularité du développement des *Synxenoidea* est à l'origine d'une méprise. En 1923, SILVESTRI attribue correctement 12 tergites aux adultes (*collo, segmentis 11 et valvulis analibus*) ; il note en outre que le tergite telsonien est privé ou pourvu d'une rangée d'écailles, mais ne précise pas que ces phanères sont l'apanage exclusif des adultes². En 1948, dans un tableau synoptique des genres de Pénicillates, le même auteur accorde 13 tergites (*collo et segmentis 12*) aux *Synxenoidea* et 11 (*collo et segmentis 10*) aux *Polyxenoidea*, ce qui serait logique si les premiers suivaient jusqu'au bout le processus de croissance des seconds. Nous savons maintenant qu'il n'en est rien, toutefois j'avais adopté jusqu'ici le dénombrement récent, mais inexact, de SILVESTRI.

L'origine de cette erreur me semble être la suivante : on sait que les tergites troncaux portent des écailles à tous les stades, tandis que le tergite

1. HECTOR (1935) a bien mentionné des spécimens néo-zélandais pourvus de 20 paires de pattes, mais il s'agit sans aucun doute d'une erreur d'observation ainsi que je l'ai déjà indiqué ailleurs.

2. Une ♀ à 16 pp. d'un *Phryssonotus* sp., du Queensland méridional (Mountain Creek, S of Buderim, rain forest, leaf mould, 4-ix-53, E. N. MARKS), est dépourvue d'écailles telsoniennes comme celle de *P. capensis*.

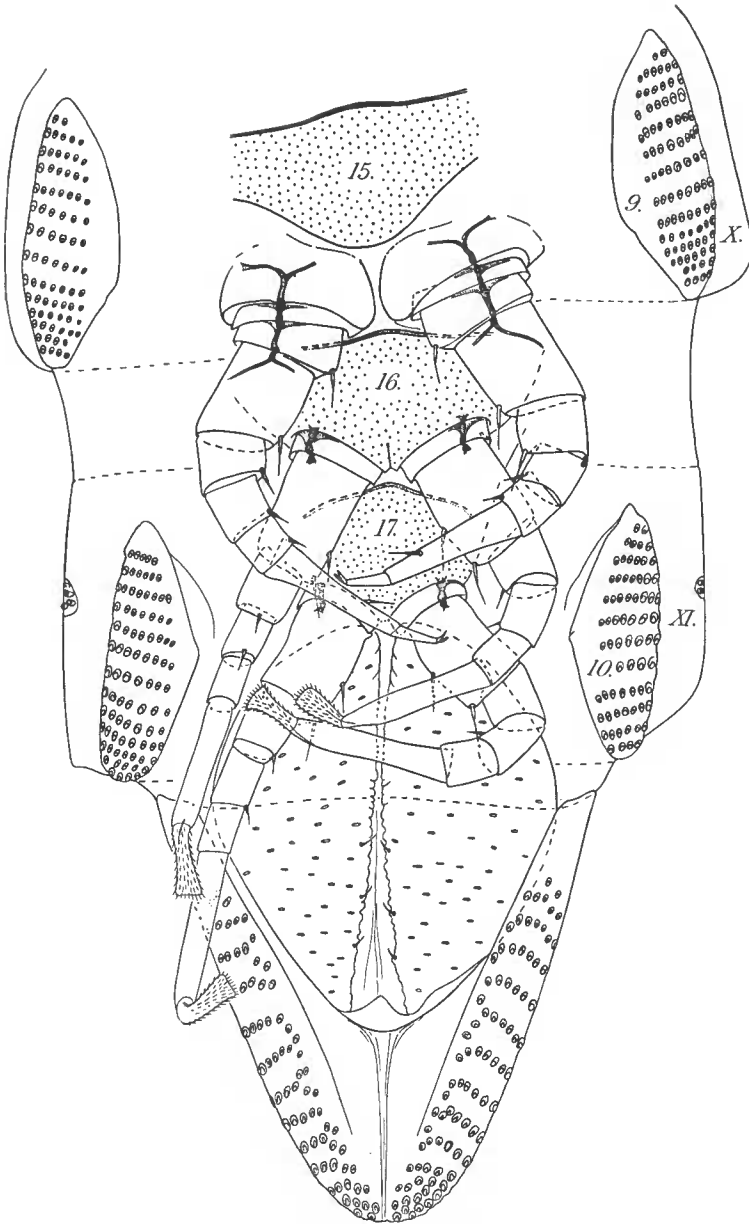


FIG. 5. — *Phryssonotus capensis* Silv., ♀ adulte (stade X) d'Umhlali, Natal. X, XI = tergites troncaux ; 9, 10 = paratergites portant les 9^e et 10^e panaches latéraux ; 15, 16, 17 = sternites correspondant aux 3 dernières pp.

telsonien n'en acquiert qu'au dernier (X^e). Lorsque l'on compte les tergites à un faible grossissement, il est commode de prendre les rangées d'écaillés comme repères. L'adulte ayant un rang d'écaillés de plus que le stade IX, on est porté à lui attribuer un tergite supplémentaire en prenant la portion écaillée du telson pour un nouveau sclérite. On pourrait d'ailleurs supposer que les écaillés en question appartiennent bien au tergite manquant, soudé au telson dès sa formation, mais l'hypothèse est gratuite et peu vraisemblable.

Faculté des Sciences de Nancy, Zoologie approfondie.

BIBLIOGRAPHIE

1926. ATTEMS (C.). — Diplopoda, in : *Kühenthal, Handb. Zool.*, IV, 1, Berlin.
1928. ATTEMS (C.). — The Myriopoda of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **26**, 431 p.
1959. CONDÉ (B.). — Diplopoda : Penicillata, in : *South African Animal Life. Results of the Lund University Expedition in 1950-1951*, **6**, pp. 12-23, Almquist et Wiksells, Uppsala.
1889. HEATHCOTE (F. G.). — On some points of the anatomy of *Polyxenus lagurus* *Quat. Journ. micr. Sci.*, **30**, pp. 97-106.
1935. HECTOR (C. M.). — Note on the Occurrence in New Zeland of the Myriapod *Polyxenus*. *Trans. and Proc. Roy. Soc. N. Zealand*, **64**, pp. 249-250.
1956. MANTON (S. M.). — The evolution of arthropodan locomotry mechanisms. — Part 5. The structure, habits and evolution of the *Pselaphognatha* (*Diplopoda*). *Journ. Linn. Soc. Zool.*, **43**, pp. 153-187.
1950. MARQUET (M^{lle} M. L.) et CONDÉ (B.). — Contribution à la connaissance des Diplopedes Pénicillates d'Afrique et de la région madécasse. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, S. A., **4**, pp. 113-134.
1959. RAVOUX (Ph.). — Études sur la segmentation des Symphyles basées sur la morphologie définitive et la postembryogénèse, suivies de considérations sur la segmentation des autres Myriopodes. *Thèse Sciences nat.*, Dijon.
1960. SEIFERT (G.). — Die Entwicklung von *Polyxenus lagurus* L. (Diplopoda, Pselaphognatha). *Zool. Jahr., Abt. Anat.*, **78**, pp. 258-312.
1923. SILVESTRI (F.). — Notizia della presenza del genere *Synxenus* (Myriopoda Diplopoda) in Catalogna e descrizione di quattro specie. *Treb. Mus. Cièn. nat. Barcelona*, **4**, 5, pp. 5-15.
1948. SILVESTRI (F.). — Tavola sinottica dei generi dei *Diplopoda Penicillata*. *Boll. Lab. Ent. agr. Portici*, **8**, pp. 214-220.
1926. VERHOEFF (K. W.). — Diplopoda, in : *Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs*, **5**, 2, Leipzig.